УДК 574.2:591.9(252.51+253)(477.4)

М. В. Таращук

БИОТОПИЧЕСКАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ ВИДОВ НОГОХВОСТОК (COLLEMBOLA, ENTOGNATHA) В ЛЕСОСТЕПИ ПРИДЕПРОВСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ
Сообщение 2

Біотопічна спряженість видів ногохвісток (Collembola, Entognatha) у Лісостепу Придніпровської височини. Повідомлення 2. Таращук М. В. — Попереднє повідомлення (див. Вестн.зоол., 1995, N 4) базувалось на еколого-зоогеографічному аналізі фауністичних комплексів зональних та інтразональних ландшафтів Лісостепу Придніпровської височини. Окрім видів, специфічних для одного з лісостепових зональних ландшафтів (лісового чи степового), існує ряд політопних видів, що населяють обидва типи зональних ландшафтів, 10 з них включені до лісостепового зонального фауністичного комплексу. Їх найголовніші еколого-зоогеографічні особливості: а) рівнозначна прив'язаність до обох типів зонального лісостепового ландшафту впродовж онтогенезу; b) географічне поширення здебільшого в лісостеповій зоні; c) вищі показники чисельності в Лісостепу порівняно з іншими зонами. Для колембол відзначений західно-східний варіант зміни місця оселення, окрім уже відомого для колембол з літератури класичного явища "зміни стацій" за Г.Я.Бей-Бієнко. Також відмічений для колембол принцип "стаціальної вірності".

Друге повідомлення стосується результатів багатомірного (RQ, "K-середніх", шкалювання) статистичного аналізу біотопічного розподілу видів колембол в 19 характерних місцях оселення того ж регіону, а також порівняння та співставлення результатів застосування обох підходів. Виявлено 7 груп біотопічної спряженості видів. Ряд видів, які є представниками лісостепового зонального фауністичного комплексу, розглядаються як "центри кристалізації" груп біотопічної спряженості. Відмічена спряженість екологічно відособлених (за даними літератури) видів, яка пояснюється особливостями клімату та ландшафтної структури Лісостепу, де існують умови для переміщення деяких видів з одного місця оселення до іншого. У зв'язку з цим на колемболах добре відстежується безперервність ландшафтних фаун лісостепової зони. Незважаючи на поширене у колембол явище зміни місця оселення та проблеми з визначенням фауністичних комплексів, утверджується можливість зональної типології на основі фауністичних комплексів колембол.

Ключові слова: ногохвістки, фауна, біотопічний розподіл, Лісостеп, Україна.

Ecological Association of the Springtail Species (Collembola, Entognatha) in Dnipro-Highland Forest-Steppe. Tarashchuk M.V. — The previous communication (see Vestn.Zool.,1995, N 4) was based on ecological and zoogeographical analysis of faunal assemblages of zonal and intrazonal landscapes in the Dnipro-highland forest-steppe. Alongside the species peculiar for a certain forest-steppe landscapes (forest or steppe) some polytopic species occuring in both zonal landscapes were found. 10 of the latter were included in the forest-steppe zonal faunistic assemblage. Their main ecological and zoogeographical peculiarities are: a) the equal affiliation to the forest and steppe ecosystems on different onthogenetic stages; b) geografic distribution primarily in the forest-steppe zona; c) the higher abundance in the forest-steppe comparatively to that in the other zones. A western-eastern version of habitat changing phenomenon is noted in springtails alongside the classic Bey-Biyenko's latitudinal changing of sites reported for collembola in literature. The "habitat-adherence" principle is shown on collembola as well.

The objectives of present communication is the multidimentional (RQ, "K-means", scaling) statistical analysis of springtails ecological distribution in 19 typical habitats in the same region. 7 ecological associations of springtails species can be distinguished. Some species representing the forest-steppe zonal faunistic assemblage are considered the "crystallization centers" for ecological associations. Conjunction of species ecologically distinct in the other zones (according to literary data) is noted and explaned by peculiarities of forest-steppe climate and landscape structure, allowing temporal migrations of some species from one habitat to another. Continuity of forest-steppe landscape faunas is well traced up on Collembola.

In spite of habitat change common in collembolas and problems with distinguishing the faunal assemblages, the possibility of zonal typology based on collembolan faunistic assemblages is affirmed.

Key words: Collembola, fauna, habitat distribution, forest-steppe, Ukraine.

В предыдущем сообщении (Таращук, 1995) были охарактеризованы особенности биотопических фаунокомплексов ногохвосток в основных ландшафтах Лесостепи Приднепровской возвышенности. В результате эколого-биогеографического анализа распределения 10 видов коллембол включены в лесостепной фаунистический зональный комплекс. Данное

сообщение затрагивает другой аспект биотопического распределения ногохвосток — их видовую сопряженность в 19 характерных местообитаниях того же региона. Предпринята попытка по возможности найти согласование результатов, полученных при использовании двух названных подходов. Материалом для работы послужили собственные сборы коллембол в названной лесостепной провинции, а также литературные данные (Таращук, 1994, 1995).

Обобщенные данные биотопического распределения 181 вида ногохвосток после предварительного исключения эврибионтных и редких видов (по методической рекомендации фитоценологов направления Й.Браун-Бланке (Мухаметшина, Миркин, 1974, Попова, 1974, цит. по: Миркин, Розенберг, 1978) были подвергнуты статистической обработке. Матрицу распределения оставшихся 69 видов с показателями численности в баллах от 0 (отсутствие вида) до 6 (свыше 250 экз/м^2)[1] обрабатывали методом последовательного RQ-анализа для получения дендрограмм различия видов в пространстве биотопов и биотопов в пространстве видов[2] (Василевич, 1969, Миркин, Розенберг, 1978, 1983, Песенко, 1982). Такой подход позволил, помимо полученния дендрограмм различия, определить группы сопряженных видов в биотопических условиях лесостепи Приднепровской возвышенности. Полученные результаты выверены методами кластерного анализа "К-средних" и многомерного шкалирования[3]. Для сравнения использовали также метод корреляционных плеяд.

На уровне не более 15 %-ной дистанции (метод Уорда) виды образовали 7 групп сопряженности (рисунок). Наиболее устойчивыми при ординации в 7-мерном пространстве (многомерное шкалирование) оказались 4 группы.

Проанализировав состав групп методом "К-средних", мы определили их биотопическую спецификацию.

I. Лесостепная зональная группа. Основной вклад по кластерным значениям вносят ногохвостки зональных биотопов на плакорах — дубрав, разнотравных типчатников. Группа состоит из 2 подгрупп, разделившихся на уровне 5—10 %-ной дистанции (метод Уорда):

А) *Protaphorura prolata* G i s i n (рисунок, *11*[4]), *Mesaphorura krausbaueri* (B o r n.) (*15*), *M.* gr. *sylvatica* R u s e k (*16*);

В) *Isotoma viridis* B o u r l. (*32*), *M.* cf. *hygrophila* R u s e k (*17*), *Stenaphorura quadrispina* B o r n. (*18*), *Proisotoma minima* (A b s o l o n) (*27*), *Pseudosinella alba* (P a c k.) (*53*), *Arrhopalites caecus* (T u l l b.) (*64*).

Кроме того, выделяются 3 вида, объединение которых не подтвердилось методом ординации в многомерном шкалировании:

I. (*Parisotoma*) *notabilis* S c h a f f., *Pseudosinella wahlgreni* (B o r n.), *Sphaeridia pumilis* (K r a u s b.).

3 выделенных вида данной группы сопряженности связывают ее видовой состав со списком зональных лесостепных видов, приведенным в первом сообщениии (Таращук, 1995). Этот факт требует обсуждения. В первую очередь возникает вопрос о весьма слабой, на первый взгляд, связи предложенного нами ранее зонального лесостепного комплекса с видовым составом зональной лесостепной группы сопряженности. Естественно было ожидать гораздо большей представленности лесостепных видов в лесостепной зональной группе сопряженности. Однако мы считаем, что и такое соответствие результатов фауно-зоогеографического анализа материалов, с одной стороны, и статистического многомерного — с другой, в достаточной степени подтверждает правильность избранного методического подхода.

Так, обращает на себя внимание представленность в каждой из подгрупп лесостепной группы сопряженности одного из видов зонального комплекса. Биотопическая сопряженность, очевидно, предполагает связь самых различных в фауногенетическом и зоогеографическом смысле элемен-

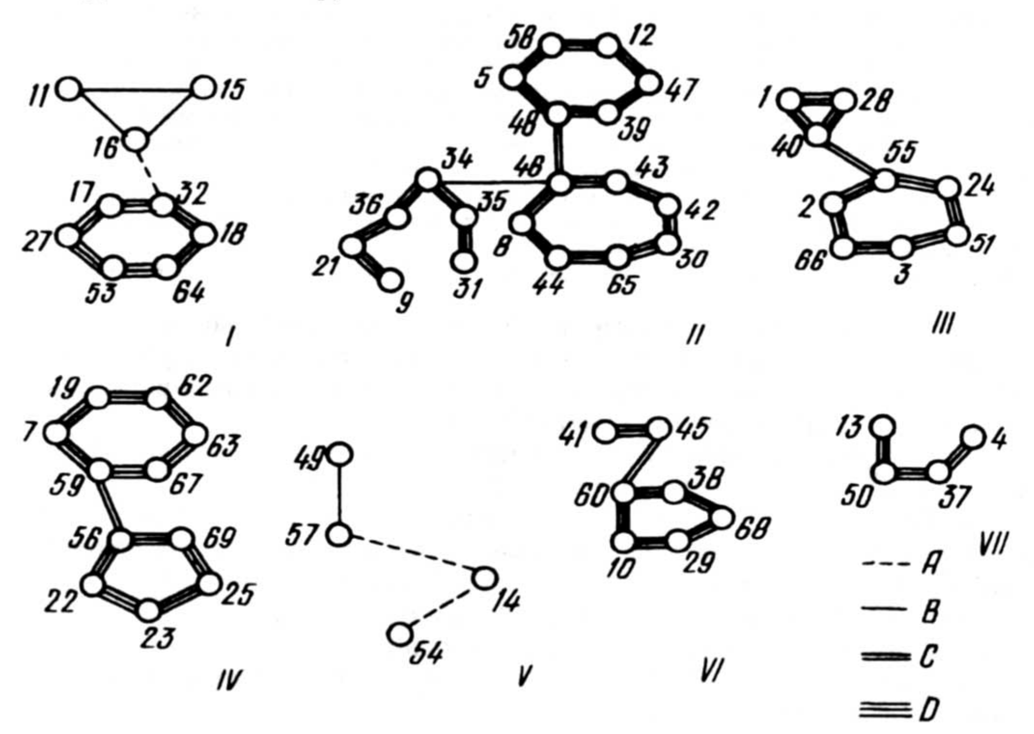
[1] Таблица биотопического распределения видов а также дендрограммы и графические изображения результатов многомерного анализа опубликованы ранее (см.Таращук, 1994).

[2] Дендрограммы постороены при помощи универсального пакета статистических программ CSS методами Уорда, ближнего и дальнего соседа по Эвклидовой дистанции (Песенко, 1982).

[3] Статпакет CSS.

[4] В дальнейшем ссылки на позиции рисунка даются цифрами в круглых скобках.

тов. Такие широко распространенные и широковалентные виды, как *Stenaphorura quadrispina* B o r n., *Mesaphorura krausbaueri* (B o r n.), *Isotoma viridis* B o u r l., *I.* (*Parisotoma*) *notabilis* S c h a f f. и др., вряд ли имеют строгую лесостепную приуроченность или происхождение, хотя и вошли в состав зональной группы сопряженности. В данном случае их следует рассматривать как виды, сопутствующие видам зонального комплекса лесостепи, тогда как последние, видимо, выступают в роли "центров кристаллизации" подгрупп зональной группы.



Группы биотопически сопряженных видов коллембол лесостепи Приднепровской возвышенности (статистический пакет CSS): *I* — зональная лесостепная, *II* — лесополевая, *III* — пашенно-компостная, *IV* — луговая гигромезофильная, *V* — интразонально-лесная, *VI* — лесостепная мезофильная, *VII* — степная ксерофильная. Уровень связи (в % Эвклидовой дистанции, метод объединения Уорда): *A — 11—14, B — 8—10, C — 4—7, D — 0—3.*

Ecologically associated groups of collembolan species in the Dnieper highland forest-steppe (statistical packet CSS): *I* — zonal forest-steppe, *II* — forest-field, *III* — ploughland-compost, *IV* — meadow hygromesophylic, *V* — forest intrazonal, *VI* — forest-steppe mesophylic, *VII* — steppe xerophylic. Connection level (% Euclides distance, Word's unification method): *A — 11—14, B — 8—10, C — 4—7, D — 0—3.* Species numeral designation: *1 — Hypogastrura manubrialis*; *2—H. viatica*; *3 — Ceratophysella denticulata*; *4 — Shoettella ununguiculata*; *5 — Xenylla grisea*; *7 — Anurida tullbergi; 8 — Neanura muscorum; 9 — Protaphorura glebata; 10 — P. procampata; 11 — P. prolata; 12 — Protaphorura armata; 13 — P. octopunctata; 14 — P. cancellata; 15 — Mesaphorura krausbaueri; 16 — M. sylvatica; 17 — M. cf. hygrophila; 18 — Stenaphorura quadrispina; 19 — Folsomides* (Subisotoma) cf. angularis*; 21 — Folsomia cf.dovrensis; 22 — F. similis; 23 — F. volgensis; 24 — F. fimetaroides; 25 — F. sexoculata; 27 — Proisotoma minima; 28 — P. minuta; 29—Cryptopygus bipunctatus; 30 — C. posteroculatus; 31 — Isotoma olivacea; 32 — I. viridis; 34 — Isotomurus palustris; 35 —Entomobrya muscorum; 36 — E. marginata; 37 — E. handschini; 38 — E. quinquelineata; 39 — E. lanuginosa; 40 — E. multifasciata; 41 — Orchesella flavescens; 42 — O. sphagneticola; 43 — O. xerothermica; 44 — O. cincta; 45 — O. multifasciata; 46 — O. spectabilis; 47 —Lepidocyrtus curvicollis; 48 — L. violaceus; 49 — L. lignorum; 50 — L. lanuginosus; 51 — L. cyaneus; 53 — P. alba; 54 — Willowsia busci; 55 — W. nigromaculata; 56 — Pogonognathellus flavescens; 57 — Tomocerus vulgaris; 58 — Cyphoderus albinus; 59 — Podura aquatica; 60 —Megalothorax minimus; 62 — Sminthurides aquaticus; 63 — S. malmgreni; 64 — Arrhopalites caecus; 65 — Sminthurinus niger; 66 — Bourletiella hortensis; 67 — Heterosminthurus novemlineatus; 68 — Sminthurus cf. flaviceps; 69 — S. marginatus.*

Биотопическое распределение видов в лесостепи требует дальнейшего изучения. Возможно, при статистичесом анализе новых, более полных данных лесостепная зональная группа сопряженности пополнится новыми подгруппами, "центром кристаллизации" которых будут другие виды лесостепного зонального комплекса.

II. Лесополевая группа. В формировании участвуют виды многих биотопов зонального и интразонального ландшафта, но основную роль играют дубравы и пашни. На уровне 7—10 %-ной дистанции группа разделяется на 3 подгруппы:

A) *Xenylla grisea* A x e l s. (*5*), *Cyphoderus albinus* N i c. (*58*), *Protaphorura armata* T u l l b. (*12*), *Lepidocyrtus curvicollis* B o u r l. (*47*), *L. violaceus* (G e f f r o y) (*48*), *Entomobrya lanuginosa* (N i c.) (*39*);

B) *Neanura muscorum* (T e m p l.) (*8*), *Cryptopygus posteroculatus* S t a c h (*30*), *Orchesella sphagneticola* S t a c h (*42*), *O. xerothermica* S t a c h (*43*), *O. cincta* (L.) (*44*), *O. spectabilis* T u l l b. (*46*), *Sminthurinus niger* (L u b b.) (*65*);

C) *Isotoma olivacea* T u l l b. (*31*), *Isotomurus palustris* (M u l l e r) (*34*), *Protaphorura glebata* G i s i n (*9*), *Folsomia* cf. *dovrensis* F j e l l b.(*21*), *Entomobrya muscorum* (N i c.) (*35*), *E. marginata* (T u l l b.) (*36*).

Присутствие в подгруппах A и C по одному виду зонального комплекса можно объяснить участием зональных сообществ в формировании данной группы сопряженности. Здесь, как и в предыдущем случае, выделенные виды, вероятно, играют роль "центров кристаллизации".

III. Пашенно-компостная группа. Формируется в основном за счет видов агроценозов форезирующего и компостного комплексов. На уровне 5%-ной дистанции разделена на 2 подгруппы:

A) *Hypogastrura manubrialis* (T u l l b.) (*1*), *Proisotoma minuta* T u l l b. (*28*), *E. multifasciata* T u l l b (*40*);

B) *H. viatica* (T u l l b.) (*2*), *Ceratophysella denticulata* B a g n. (*3*), *Folsomia fimetaroides* (A x e l s.) (*24*), *Lepidocyrtus cyaneus* (T u l l b.) (*51*), *Willowsia nigromaculata* L u b b. (*55*), *Bourletiella hortensis* (F i t c h.) (*66*).

Виды зонального комплекса отсутствуют.

IV. Луговая гигромезофильная группа. Основную роль в формировании играют виды интразональных биотопов открытого ландшафта; участвуют почти все биотопы, за исключением плакорных дубрав и разнотравных типчатников. Группа разделяется на 2 подгруппы на уровне 5 %-ного расстояния:

A) *Anurida tullbergi* S c h o t t (*7*), *Folsomides* (*Subisotoma*) cf. *angularis* (A x e l s.) (*19*), *Podura aquatica* L. (*59*), *Sminthurides aquaticus* B o u r l. (*62*), *S. malmgreni* (T u l l b.) (*63*), *Heterosminthurus novemlineatus* (T u l l b.) (*67*);

B) *Folsomia similis* B a g n. (*22*), *F. volgensis* M a r t. (*23*), *F. sexoculata* (T u l l b.) (*25*), *Pogonognathellus flavescens* (T u l l b.) (*56*), *Sminthurus marginatus* S c h o t t (*69*).

Виды зонального комплекса отсутствуют.

V. Интразонально-лесная группа. Образована в основном видами, связанными с лесом, с некоторым участием ногохвосток наскальных степей, основную роль играют пойменные и наскальные леса. Виды данной и последующих групп весьма слабо ординируются методом многомерного шкалирования, однако методы Уорда, "K-средних", корреляционных плеяд позволяют представить данные об этих комплексах для обсуждения. 4 вида имеют слабую связь в некоторых измерениях многомерного шкалирования, что подтверждает их объединение остальными использованными методами. Это *Protaphorura cancellata* G i s i n (*14*), *Lepidocyrtus lignorum* (F a b r i c.) (*49*), *Willowsia busci* L u b b. (*54*), *Tomocerus vulgaris* (T u l l b.) (*57*). Методы Уорда и "K-

средних" позволяют включить в один кластер с этими видами еще 3: *Xenylla biroi* S t a c h, *Folsomia quadrioculata* T u l l b., *Isotomiella minor* (S c h a f f.).

Обращает на себя внимание присутствие здесь 2 видов зонального комплекса. Это представляется не особенно оправданным, учитывая интразональную спецификацию данной группы сопряженности. Можно было бы считать, что такое объединение противоречит предложенному ранее включению этих 2 выделенных видов в специфический лесостепной комплекс. Однако следует учитывать участие некоторых лесных (в том числе и зональных) сообществ в формировании данной группы сопряженности. Возможно, именно с этим связано присоединенмие к интразонально-лесной группе лесостепных зональных видов.

VI. Лесостепная мезофильная группа. Образована с преимущественным участием ногохвосток дубрав и, в несколько меньшей степени — лугостепей (методы Уорда и "K-средних"). Насчитывает 7 видов: *Protaphorura procampata* G i s i n (*10*), *Cryptopygus bipunctatus* (A x e l s.) (*29*), *Entomobrya quinquelineata* B o r n. (*38*), *Orchesella flaves-cens* (B o u r l.) (*41*), *O. multifasciata* S t s c h e r b. (*45*), *Megalothorax minimus* W i l l. (*60*), *Sminthurus* cf. *flaviceps* T u l l b. (*68*).

Присутствие 3 выделенных видов зонального комплекса в этом случае естественно, так как данную группу сопряженности можно рассматривать как дополнение к зональной лесостепной. Мезофильность видов и более лесной, чем степной, характер формирования, вероятно, объясняет ослабленную связь между видами и обособленность (в статистическом аспекте) от несомненно родственной зональной группы сопряженности.

VII. Степная ксерофильная группа. Сформирована в основном видами степных биотопов. Ногохвостки влажных биотопов и лугостепного зонального комплекса участия в ее формировании не принимают (методы Уорда и "K-средних"). Эта группа включает 4 вида: *Shoettella ununguiculata* (T u l l b.) (*4*), *Protaphorura octopunctata* T u l l b. (*13*), *Entomobrya handschini* S t a c h (*37*), *Lepidocyrtus lanuginosus* G m e l. (*50*).

Анализируя состав каждой из полученных групп сопряженности, мы обнаружили факты объединения видов, имеющих по данным литературы альтернативные экологические характеристики. Такая неожиданная близость экологически обособленных форм, возможно, является одной из особенностей лесостепи, характеризующейся помимо наиболее уравновешенных условий увлажнения и испарения ландшафтной мозаичностью, способствующей близкому сосуществованию биотопически удаленных видов. В условиях умеренных значений лимитирующего фактора (влажности) некоторые из этих видов проявляют определенную биотопическую мобильность (правило смены "стаций", см. Таращук, 1995) что, в свою очередь, обусловливает непрерывность ландшафтных фаун лесостепи.

Из двух последовательных сообщений об особенностях биотопического распределения ногохвосток в лесостепи (Таращук, 1995, данная статья) можно сделать общие выводы:

1) фауна лесостепи характеризуется сложной и мобильной структурой, тонко отражающей климато-геологические характеристики конкретных провинций;

2) виды зонального фауногенетического ядра лесостепи, несмотря на незначительное их разнообразие, являются "центрами кристаллизации" групп биотопически сопряженных видов ногохвосток — существенной составляющей экологических сообществ лесостепи.

Таким образом, данные, касающиеся особенностей биотопического распределения ногохвосток, вносят существенный вклад в понимание закономерностей существования зональной лесостепной биоты.

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике.— Л.: Наука, 1969.— 231 с.
Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Фитоценология. Принципы и методы.— М.: Наука, 1978.— 211 с.
Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии.— М.: Наука, 1983.— 134 с.
Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях.— М.: Наука, 1982.— 284 с.
Таращук М. В. Биотопические фаунокомплексы ногохвосток (Collembola, Entognatha) основных лесостепных ландшафтов. — Киев, 1994.— 54 с. (Рук. деп. в ВИНИТИ 27.07.1994, N1972-B94.
Таращук М. В. О биотопическом распределении ногохвосток (Collembola, Entognatha) в основных ландшафтах лесостепи Приднепровской возвышенности. Сообщение 1 // Вестн. зоологии.— 1995.— N 4. — С. 29—37.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)

Получено 03.05.94

ЗАМЕТКИ

Об изменении таксономического статуса трематоды Lepidapedon carcini Mordvinova, 1985. — *Lepidapedon carcini* Mordvinova, 1985 был впервые описан от черноморского краба *Carcinus mediterraneus* (Мордвинова, 1985). Однако в результате изучения дополнительного материала по данному виду и переисследования голотипа, таксономический статус паразита был нами изменен. Выяснилось, что в действительности трематода относится к *Prodistomum polonii* (Molin, 1858). Ниже приведено краткое переописание трематод из краба с учетом выявленных в ходе настоящего исследования уточнений.

Черви удлиненные, почти лентовидной формы. Вокруг префаринкса и фаринкса рассеяны остатки пигментных глазков. Ротовая присоска терминальная, воронкообразная, у некоторых особей втянута в передний конец тела. Брюшная присоска расположена в средней трети длины тела, иногда ближе к его середине. Присоски примерно равных размеров. Префаринкс длинный, иногда с характерным расширением в передней части. Пищевод очень короткий. Псевдопищевод в два раза короче префаринкса. Кишечные ветви заканчиваются слепо у заднего конца тела. Половой атриум мелкий, широкий, открывается медианно на равном расстоянии от бифуркации кишечника и брюшной присоски. Сумка цирруса длинная, дубинкообразная, слегка изогнутая, содержит небольшой, мешкообразный внутренний семенной пузырек, овальную простатическую часть с крупными простатическими клетками и длинный, широкий семяизвергательный проток. Наружный семенной пузырек хорошо виден только у одного червя. Простатические клетки вокруг наружного семенного пузырька с окружающей их мембраной, характерные для представителей рода Lepidapedon, отсутствуют. Яичник трехдольчатый. Желточные фолликулы простираются до уровня бифуркации кишечника. Желточный резервуар впереди яичника. Семяприемник между яичником и передним семенником. Матка интерцекальная, содержит от 5 до 13 яиц. Экскреторный пузырь доходит до бифуркации кишечника. Для морфометрических признаков паразита см. работу Т. Н. Мордвиновой (Гельминтофауна отдельных видов высших ракообразных Черного моря // Экология моря. — 1985. — Вып. 20. — С. 50—58). Здесь отметим только, что при тех колебаниях размеров яиц, которые приведены в ее работе (0,053-0,073 х 0,032-0,048 мм), в среднем размеры яиц составляли 0,0624±0,001 х 0,0381±0,0014 мм.

Строение пищеварительной и половой систем изученных трематод соответствует таковому представителей рода *Prodistomum* Linton, 1910. Трематоды обладают псевдопищеводом, не характерным для рода Lepidapedon, и не имеют вокруг наружного семенного пузырька простатических клеток с окружающей их мембраной, присутствующих у трематод сравниваемого рода. В Черном море известно 2 вида рода: *P. orientalis* (Layman, 1930) от скумбриевых рыб и *P. polonii* (Molin, 1858) от луфаря и ставриды (Bray R.F., Gibson D.I. The Lepocreadiidae /Digenea/ of fishes of the north-east Atlantic: review of the genera Opechona Looss, 1907 and Prodistomum Linton, 1910 // Systemat. Parasitol. — 1990. — 15. — P. 159—202). Трематоды из краба морфологически сходны с P. polonii, лишь брюшная присоска у них несколько меньше.

Попадание к крабам половозрелых трематод, скорее всего, связано с их питанием погибшей рыбой, содержащей данных гельминтов. — **А. В. Гаевская, Т. Н. Мордвинова** (Институт биологии южных морей, Севастополь).